Revue suisse Zool.	Tome 99	Fasc. 1	p. 87-108	Genève, mars 1992

Dynamique du développement du terrier de la forme fouisseuse du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris* L.) en terrarium vertical et dans le terrain

par

J.-P. AIROLDI *

Avec 7 figures et 6 tableaux

Abstract

Dynamics of the burrow system construction of the fossorial form of the water vole (*Arvicola terrestris* L.) in a vertical terrarium and in the field.

Two kinds of experiments were carried out in order to study the construction dynamics of the burrow system of the water vole's fossorial form.

a) animals released in the field

b) animals kept in a terrarium (190 cm in length, 90 cm in height and 6 cm deep)

In the first case, 2 couples were released in the field and studied over a period of 10 or 26 days. A map of the mounds was made on average twice a day. At the end of each experiment, the burrow system was excavated and mapped. The dynamics of the burrow development were reconstructed according to the position and emergence of mounds as a function of time. The following variables were evaluated for each observation: total length, number, surface area and volume of mounds, increments in burrow length, surface area and volume of mounds between 2 observations, number of vertices (=intersections and dead-ends), edges (=distances between 2 vertices) and the corresponding mean and standard deviation, as well as the increase of length, surface area and volume of the mounds as a function of time.

Total length of the system, cumulated surface area and volume of the mounds over time, number of vertices and edges strongly correlated with each other and with time; surface area and volume differences correlated only with each other; mean and standard deviation of the edges correlated strongly with each other.

The average increase in length of the studied burrow systems was about 80 and 170 cm/day, respectively. The mounds were modified quite frequently, due to newly excavated dirt pushed out of the burrow.

* Brevet d'enseignement secondaire, Biologie, Université de Berne, G. Wokerstr. 5, CH-3012 Berne.

In the second case, either a single individual (2 experiments), or a couple (2 experiments) was studied. A map of the burrow system was made on average every 1-3 days. The following variables were evaluated for each observation: total length and volume of the system, increments in length and volume between 2 observations, newly excavated volume and/or volume of refilled galleries, number of vertices, edges, elementary cycles, mean and standard deviation of the edges.

Total length, volume, number of vertices and edges correlated with each other and with time; the length and volume differences correlated with each other, but not with the time interval between two observations; the mean and standard deviation of the edges usually correlated with each other.

Total length, volume, number of vertices and edges correlated with each other and with time; the length and volume differences correlated with each other, but not with the time interval between two observations; the mean and standard deviation of the edges usually correlated with each other.

A burrow system in a terrarium is longer when inhabited by a couple: x = 4.7 and 5.7 m vs. 3.1 and 3.4 m.

The ratio of the standard deviation and the average length of the edges of a burrow system (=coefficient of variation), either in a terrarium or in the field is rather constant and usually close to 1.0 (0.66-1.2).

The relationships between the different variables are analysed, interpreted and discussed.

INTRODUCTION

De nombreux travaux ont été publiés sur les terriers des Mammifères souterrains, particulièrement les Insectivores et les Rongeurs (revues dans Kucheruk, 1983; Hickman 1990; Reichman et Smith, 1990). Si certains ont pour objet une description plus ou moins détaillée du terrier d'une espèce (Bernard et Bollaerts, 1960; Hamar *et al.*, 1970; Jarvis et Sale, 1971; Brown et Hickman, 1973; Airoldi, 1976, 1980, 1981, 1991; Hickman, 1977; Rahm, 1980; Reichman *et al.* 1982; Andersen, 1987, 1988; Lovegrove et Painting, 1987; Schauer, 1987; Cameron *et al.* 1988; Sparks et Andersen, 1988; Heth, 1989), la plupart n'offrent que des données anecdotiques.

Généralement les terriers analysés correspondent à un instantané dans la dynamique de leur développement. A part les travaux de Andersen (1988, 1990) et Sparks et Andersen (1988), il n'existe pas d'études sur le développement du terrier d'un rongeur à mode de vie souterrain. Le présent article devrait combler partiellement cette lacune pour la forme fouisseuse d'*Arvicola terrestris*, puisqu'il y est fait état de données en fonction du temps. Un travail semblable a été tenté également par Uj (1984), mais n'a pas fait l'objet d'une publication.

Précisons d'emblée que ce genre d'étude n'est pas aisé, notamment dans le cas d'*Arvicola terrestris*, car généralement les individus lâchés dans le terrain ne restent pas là où on les met; sans que l'on sache exactement pourquoi, il vont creuser un réseau ailleurs. Pour l'instant, nous ignorons quelles sont les conditions optimales à l'établissement d'un animal seul ou d'un couple. Comme les individus lâchés ont été capturés dans la nature et maintenus quelque temps en captivité, il est possible qu'au moment de leur libération, ils cherchent à regagner leur domaine vital antérieur.

Des indications sur la vitesse de creusage d'un réseau de galeries, les relations entre différentes variables comme la longueur du terrier, le nombre de segments, d'intersections et culs-de-sac, de taupinières et le volume de celles-ci sont donnés.

Les expériences en terrarium sont plus faciles à conduire, vu que les animaux ne peuvent pas s'échapper. Le seul problème qui peut subsister, c'est la coopération ou non de l'animal, qui paraît quelquefois bien aléatoire.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

a) lâchers d'individus dans le terrain

En tout, 14 tentatives ont été effectuées à Changins. Dans tous les cas sauf 1, il s'agissait de couples d'adultes pesant de 65-105 g (mâles) et de 63-120 g (femelles); les poids du couple de subadultes furent de 44 g (mâle) et 39 g (femelle), respectivement. Tous les individus ont été capturés dans un même terrier à 2-3 km du lieu des lâchers, à l'exception d'un couple provenant d'une localité à plus de 20 km. Seuls 3 couples sont restés plus de 2 jours là où ils furent relâchés. Le Tableau 1 indique les différents paramètres concernant ces derniers. A l'endroit du lâcher, une cavité sphérique de 15 cm

Tableau 1

Expériences dans le terrain (terriers)

	Expériences		
	A1	**A2 •**	**A3**
Poids (g) ♂	80	80	73
Poids (g) ♀	84	97	84
Début observations	23.10.73	7.11.74	19.11.74
Fin observations	19.11.73	11.11.74	24.11.74
Durée (jours)	26	4	5
N observations/24 h	1.7	1.5	1.5
Remarques	recapturés	échappés	échappés

Indications générales sur les individus utilisés dans les expériences de terrain A1, A2 et A3.

de diamètre environ fut aménagée, une galerie de 30 cm creusée et de la nourriture mise à disposition (carottes). Chaque jour, 1-3 relevés de taupinières (contours uniquement) furent réalisés à l'échelle 1:50, et les signes d'activité notés. Uj (1984) a procédé à 5 tentatives de lâcher de couples de campagnols dans le terrain. Dans 2 cas seulement, les individus sont restés plus de 10 jours, soit 18 et 29 jours, après quoi, ils ont disparu. Cet auteur a aussi effectué un sondage des galeries de manière régulière, chose que nous n'avons pas faite, afin de ne pas perturber les campagnols.

Nous n'avons pas relevé la hauteur des taupinières, paramètre nécessaire au calcul du volume de ces dernières. Par la suite (1980), 200 taupinières de 8-34 cm de diamètre et 4-

14 cm de hauteur ont été mesurées à Vuadens (canton de Fribourg); les dimensions retenues furent la longueur (LONG), la largeur, les grand et petit arcs de cercle et la hauteur. Une régression simple $\boldsymbol{h}$=0.301333LONG + 1.83833 permet d'estimer la hauteur avec suffisamment de précision (r^2=0.72) pour calculer ensuite le volume de terre que représente une taupinière. L'évaluation du volume est délicate, car la forme des taupinières se rapproche davantage d'une calotte d'ellipsoïde que de celle d'une sphère. Pour calculer une calotte d'ellipsoïde, il faudrait connaître la longueur et la largeur de celui-ci, ce qui est impossible, vu qu'on peut faire passer plusieurs ellipsoïdes correspondant à la surface d'une taupinière, ce qui est illustré à la Figure 1. Finalement, nous avons retenu la calotte de sphère, dont le volume est $V=\pi.h[(3L^2/4)+h^2]/6$ comme modèle le plus simple. Pour

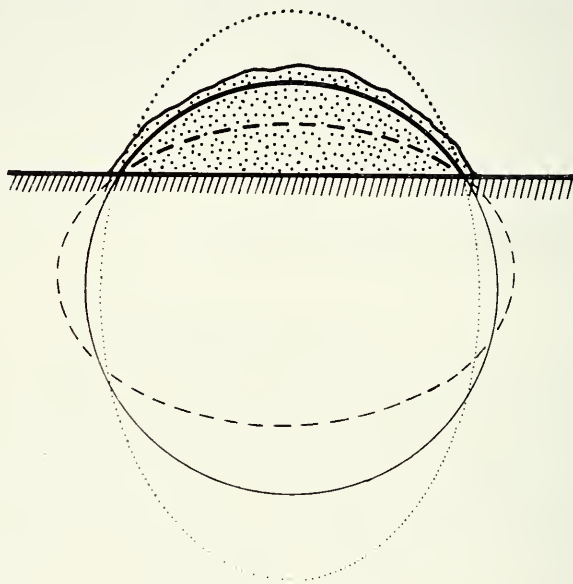


Fig. 1.

Différentes courbes (cercle et ellipses) correspondant au profil d'une taupinière.

tenir compte du fait que la calotte n'est pas toujours régulière, nous avons modifié la formule comme suit: $V=\pi.h[(3L\text{x}1/4)+h^2)]/6$, où h est la hauteur, estimée par $\boldsymbol{h}$, L et 1 les grand et petit diamètres de la base, respectivement. L'erreur commise par excès n'est probablement pas supérieure à 15-20%, dans le pire des cas.

A la fin de chacune des expériences, le terrier a été excavé et cartographié. Sur la base du plan du terrier et de la position des taupinières au cours du temps, il a été possible de reconstituer l'évolution probable du terrier. Evidemment que des galeries ont été rebouchées; dans les cas où la terre n'était pas trop compacte, il fut possible d'en tenir compte. Les sondages tels que les a effectués Uj (1984), permettent de se faire une meilleure idée au sujet des tronçons de galeries rebouchées. De toute manière, la méthode que nous avons utilisée ne conduit qu'à une approximation de la réalité, ce qui montre également ses limites.

Pour chaque relevé, i, nous avons défini les paramètres suivants: (i=1,2...k)

DTIME	différence de temps entre 2 relevés (t_i - t_{i-1})
SDTIME	temps cumulé du temps t_{i-1} à t_k (=ΣDTIME)
NOTAUPI	numéro de chaque taupinière fraîchement creusée ou modifiée (il peut y avoir plusieurs taupinières nouvelles ou modifiées par relevé)
LONG	longueur de la base de chaque taupinière
LARG	largeur de la base de chaque taupinière
S1	surface de la base d'une taupinière (LONGxLARGxπ/4)
DS1	somme des accroissements de surface de la base des taupinières pour une période donnée (t_{i-1} à t_i) DS1 =$\Sigma \Delta S1_j$ (j=nombre de taupinières; j=1,2,...n); $\Delta S1_j = S1_{i,j} - S1_{i-1,j}$
S1CUMUL	somme cumulée des accroissements de surface $DS1_i$ du temps t_{i-1} à t_k; (S1CUMUL = ΣDS1)
NRSQMM2	nombre de mm^2 que représente la surface de la base d'une taupinière sur le plan à l'échelle 1:50
S2	surface de la base découlant de NRSQMM2
DS2	somme des accroissements de surface pour une période donnée (t_{i-1} à t_i)
S2CUMUL	somme cumulée des accroissements de surface
VOL	volume d'une taupinière (voir formule ci-dessus)
DVOL	DVOL = $\Sigma \Delta VOL_j$ (j=nombre de taupinières); $\Delta VOL_j = VOL_{ij} - VOL_{i-1,j}$
VCUMUL	somme cumulée des accroissements de volume
NSOM	nombre de sommets (=n intersections et culs-de-sac)
NARETES	nombre d'arêtes (arête=segment reliant 2 intersections ou une intersection et un cul-de-sac)
MOYAR	moyenne de la longueur des arêtes
ETYPE	écart-type de la longueur des arêtes
LTOT	longueur totale du terrier
DLONG	différence de longueur entre 2 relevés; DLONG = $LTOT_i - LTOT_{i-1}$

En outre, les vitesses d'accroissement suivantes ont été calculées:

V_S	accroissement de surface V_S = DS1/DTIME (cm^2/h)
V_V	accroissement de volume V_V = DVOL/DTIME (cm^3/h)
V_L	accroissement de longueur V_L = DLONG/DTIME (cm/h)

b) TERRARIUM

Les expériences ont été conduites dans des terrariums verticaux identiques à ceux décrits dans AIROLDI *et al.* (1976). Ceux-ci sont constitués de deux plaques de verre de 190x90x0.6 cm maintenues équidistantes de 6 cm par un cadre en bois en forme de U et rempli de terre tassée jusqu'à une hauteur de 70 cm environ. Parfois, 2 terrariums ont été utilisés simultanément. Le Tableau 2 résume les différentes expériences effectuées. En fait, 3 buts ont été poursuivis parallèlement: 1) étude du comportement en général et du comportement fouisseur en terrarium (AIROLDI *et al.* 1976); 2) étude du développement du terrier en milieu confiné; 3) étude du rythme d'activité en milieu confiné par marquage radioactif (AIROLDI, 1979). Nous avons veillé à ce que les interférences résultant de ces approches différentes soient réduites au minimum.

La paroi de verre du terrarium a été divisée en carrés de 10 x 10 cm, afin de disposer d'un réseau de coordonnées permettant de situer dans l'espace les différentes observations

Tableau 2

Expériences en terrarium

		Expériences			
		B1	B2	B3	B4
Poids/Age (g)	♂	? ad	? ad	-	-
	♀	? ad	? ad	71 ad	? ad
Début observations		6.9.73	6.9.73	8.8.74	25.9.74
Fin observations		13.11.73	3.10.73	22.8.74	28.12.74
Durée (jours)		68	27	14	94
N observations/24 h		0.29	0.37	1.40	0.95
Remarques		♀ morte le 19.9, remplacée par ♀ de l'exp. B2	♂ échappé le 19.9, ♀ utilisée dans exp. B1	marquage radioactif le 14.8	marquage radioactif dès le début

Indications générales sur les individus utilisés dans les expériences en terrarium B1, B2, B3 et B4.

effectuées (position des campagnols, modifications de la structure du terrier, etc.). Ces relevés ont été faits sur un plan à l'échelle 1:25 (1 carré de 4 mm de côté représentant une surface de 10 x 10 cm). L'épaisseur des galeries a également été notée. Celle-ci ne fut pas régulière. Le volume du réseau a été estimé en comptant le nombre de mm^2 sur le plan (1 mm^2 = 6.25 cm^2) et en multipliant par 6 cm (distance entre les 2 plaques de verre). Les variables suivantes ont été définies et analysées pour chaque relevé i (i=1,2...k):

DTIME, SDTIME, NSOM, NARETES, MOYAR, ETYPE, LTOT, DLONG (voir leurs définitions ci-dessus)

VTOTAL	volume total du terrier au temps t_i
VNOUV	volume de terre nouvellement excavé entre t_{i-1} et t_i
VREBOUCH	volume des galeries rebouchées entre t_{i-1} et t_i
DVTOTAL	augmentation du volume total $DVTOTAL_i = VNOUV_i - VREBOUCH_i$ $VTOTAL_i = VTOTAL_{i-1} + DVTOTAL_i$
NCYCLES	nombre de cycles élémentaires

Dans les 2 types d'expériences, lâchers d'animaux dans le terrain et étude en terrarium, les variables ont été analysées statistiquement. Les moyennes, écarts-types et corrélations ont été calculées. Afin de mieux faire ressortir les relations entre les variables, une analyse de clusters, ainsi qu'une analyse en composantes principales ont été effectuées. Les programmes du paquet statistique BMDP ont été utilisés.

RÉSULTATS

A. Expériences dans le terrain

a) **généralités**

La Figure 2 représente divers stades de l'évolution du terrier de l'expérience A1, tels qu'ils ont pu être reconstitués en fonction de l'apparition des taupinières au cours du temps.

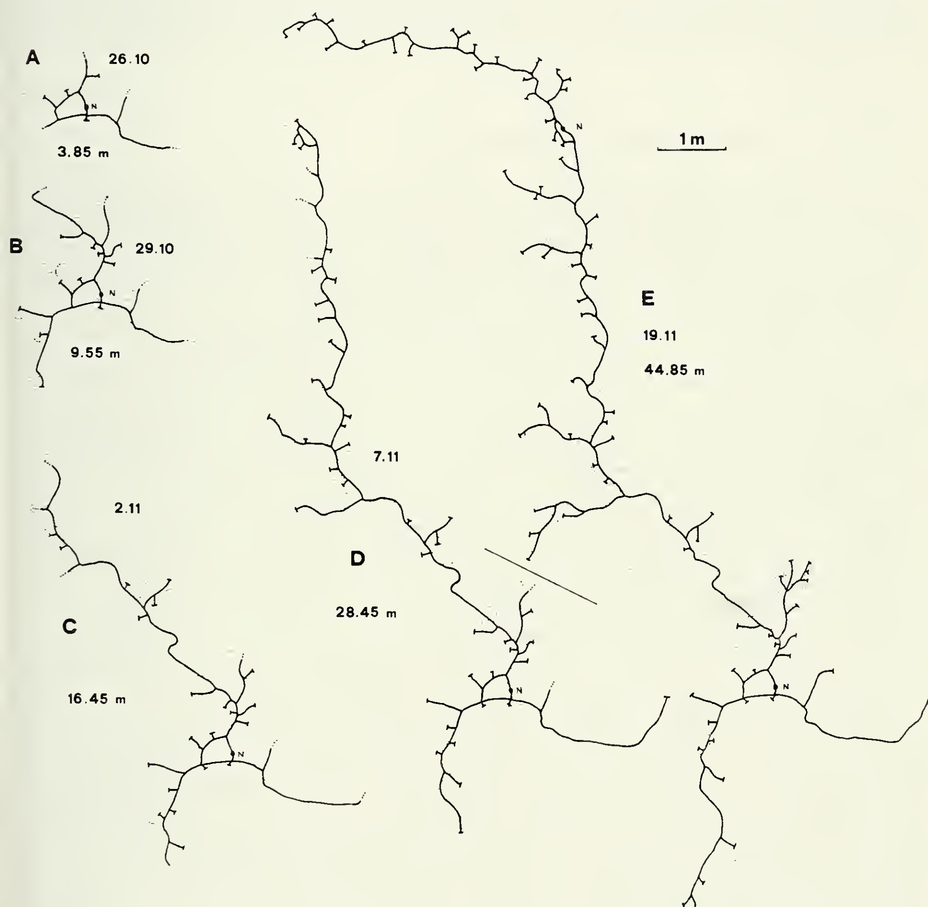


Fig. 2.

Evolution dans le temps du terrier de l'expérience A1. Les dates et longueurs sont indiquées. N: nid.

On constate que le terrier s'étend principalement dans une direction. Les ramifications se font à un angle proche de 90°, de manière plus ou moins régulière, tantôt à gauche, tantôt à droite de la galerie principale. Cette séquence de construction est comparable à celle décrite par ANDERSEN (1988) pour *Geomys bursarius*.

Les deux méthodes d'évaluation de la surface de la base d'une taupinière sont équivalentes. Dans l'expérience A1, la corrélation est de 0.998 pour les valeurs absolues et de 0.980 pour les accroissements (n=314). Les chiffres correspondants pour l'expérience A2+3 sont 0.997 et 0.991 (n=48). Du point de vue statistique, toutes les valeurs ne sont pas indépendantes puisque lorsqu'une taupinière a augmenté de volume, ce qui accroît aussi la surface de sa base, elle sera comptée plusieurs fois, or ces valeurs successives sont corrélées entre elles. De plus, elles ne sont pas distribuées normalement. Une analyse utilisant le coefficient de corrélation de rang de Spearman donne cependant des résultats très semblables.

b) **moyennes, médianes, étendues et écarts-types**

Le Tableau 3 résume les paramètres ci-dessus pour les variables retenues. Rappelons que cela n'a pas de sens de calculer ceux-ci pour les variables cumulées (DS1, S1CUMUL, etc.). De manière générale, les variables ne sont pas dsitribuées normalement, elles sont asymétriques, avec un nombre plus grand de valeurs à gauche qu'à droite. C'est pourquoi, la médiane donne souvent une meilleure idée que la moyenne.

Les intervalles entre 2 observations (=relevés) furent plus longs dans l'expérience A2+3 que dans A1. La médiane est la valeur qui divise une distribution de nombres en 2 parties égales. Dans notre cas, on peut dire que dans la première expérience, la moitié des intervalles a été inférieure à 6 heures environ, alors que la valeur correspondante pour la seconde expérience est de 17 heures environ, soit près du triple. L'étendue des valeurs est cependant différente, avec un maximum pour la première expérience près du double de celui de la seconde. Les écarts-types sont relativement élevés, traduisant bien la grande variabilité de ces valeurs. Il serait souhaitable dans ce genre d'étude d'avoir des observations échelonnées régulièrement dans le temps. Pour différentes raisons, cela n'est pas toujours possible, notamment la nuit, ou lors des fins de semaine. De plus, il arrive aussi que les campagnols ne manifestent aucun signe d'activité extérieure, ce qui ne veut pas dire que rien ne se passe dans les profondeurs du terrier (creusage, remblayage, etc.).

Les longueur et largeur moyennes des taupinières sont assez proches entre l'expérience A1 et Vuadens. Dans ce dernier cas, la distribution des valeurs peut être considérée comme normale, ce qui n'est pas vrai pour les 2 expériences, où on observe une légère asymétrie. Dans l'expérience A2+3, les moyennes sont légèrement inférieures. Ces différences dans les dimensions de la base des taupinières entre les 2 expériences se répercutent sur la surface de leur base, ainsi que leur volume total qui pour la première expérience est plus du double de celui de la seconde. Les valeurs pour S1 et S2 sont quasiment identiques, montrant bien que les 2 méthodes d'estimation sont équivalentes. Notons ici un aspect statistique intéressant: l'ellipse de longueur et largeur moyennes n'équivaut pas à la surface moyenne (S1 ou S2); cela serait le cas, si L et l n'étaient pas corrélés (voir Appendice A). Dans l'expérience A2+3, L et l corrèlent fortement (r=0.94, n=46). Pour l'expérience A1, les choses sont un peu plus complexes, vu que les moyennes pour L et l sont calculées à partir de 302 observations et celles de S1 et S2 à partir de 314 observations. Etant donné que quelques taupinières avaient une forme peu régulière, la mesure de L et l n'avait pas beaucoup de sens, d'où le nombre plus faible d'observations pour ces deux variables. Nous avons décomposé ces taupinières en unités plus petites pour

Tableau 3

Variables	n	$\bar{x}$	md	étendue	s
A1					
DTIME (min)	58	666.2	375.0	0-2820	606.2
LONG (cm)	162	18.1	17.5	5-37.5	7.6
LARG (cm)	162	14.5	15.0	5-35	6.8
S1 (cm^2)	171	301.4	206.2	19.6-2800	345.9
S2 (cm^2)	171	300.4	200.0	25-2750	344.1
VOLUME (cm^3)	171	1748.8	921.4	52.4-19754.2	2409.5
MOYAR (cm)	46	30.6	30.4	25.4-46.7	3.0
ETYPE (cm)	46	30.9	31.4	16.7-41.4	4.8
DS1/DTIME (cm^2/h)	57	125.7	74.8	4.9-621.0	135.0
SCUMUL/SDTIME		79.4			
DVOL/DTIME (cm^3/h)	57	723.7	439.5	17.3-3921.8	803.0
VCUMUL/SDTIME		461.3			
DLONG/DTIME (cm/h)	46	13.5	9.4	1.0-73.0	16.4
LTOT/SDTIME		7.0			
A2 + A3					
DTIME (min)	15	961.0	1020.0	0-1500	484.2
LONG (cm)	42	14.2	13.8	5-27.5	6.5
LARG (cm)	42	11.5	11.3	5-22.5	4.7
S1 (cm^2)	42	149.6	110.4	19.6-441.8	116.6
S2 (cm^2)	42	147.6	112.5	25-425	111.6
VOL (cm^3)	42	715.2	425.8	52.4-2501.1	715.9
MOYAR (cm)	15	27.3	26.5	21.4-31.4	3.0
ETYPE (cm)	15	25.4	26.7	8.0-34.9	7.7
DS1/DTIME (cm^2/h)	14	29.7	21.6	2.6-75.9	23.2
SCUMUL/SDTIME		26.2			
DVOL/DTIME (cm^3/h)	14	142.4	110.9	10.3-327.6	114.8
VCUMUL/SDTIME		125.0			
DLONG/DTIME (cm/h)	14	3.7	1.6	0.0-18.3	4.8
LTOT/SDTIME		3.4			
Vuadens					
LONG (cm)	200	18.7	18.0	8-34	5.5
LARG (cm)	200	16.0	16.0	7-31	4.9

Moyenne (x), médiane (md), étendue et écart-type (s) des variables des expériences A1 et A2 +3, ainsi que des données comparatives de Vuadens; n = nombre d'observations.

estimer S1. De plus, certaines valeurs extrêmes de L et 1 poussent les moyennes et écarts-types vers le haut. La corrélation entre L et 1 dans l'expérience A1 est de 0.93 (n=302).

Les moyennes de la longueur des arêtes et de l'écart-type correspondant sont très proches, fait que nous avions déjà signalé précédemment (Airoldi, 1981).

Les vitesses de creusage donnent des valeurs différentes, suivant qu'on prend la moyenne des quotients (DLONG/DTIME par ex.) ou qu'on divise les valeurs cumulées (LTOT/SDTIME). Si DLONG/DTIME et SDTIME n'étaient pas corrélés, alors la Somme des DLONG/DTIME divisée par n serait égale à LTOT/SDTIME (voir Appendice B).

Dans l'expérience A1, la moyenne des quotients vaut presque le double du quotient des valeurs cumulées, aussi bien pour la surface, le volume que la longueur. Comme les variables ont des distributions plutôt asymétriques, la médiane donne une meilleure image de la réalité; celle-ci est d'ailleurs très semblable aux quotients des valeurs cumulées. Dans l'expérience A2+3, la moyenne des quotients est très proche du quotient des valeurs cumulées. Nous allons donc retenir les estimations fournies par les quotients des valeurs cumulées.

Les vitesses de creusage ont des ordres de grandeur très différents entre les 2 expériences: d'un facteur d'environ 3 pour la surface, de 3.7 pour le volume et de 2 pour la longueur. Nous n'avons pas d'arguments convaincants pour expliquer cette différence. UJ (1984) a trouvé des accroissements de la longueur des terriers de 20 et 40 cm par jour, valeurs largement dépassées dans notre cas: 168 cm/j pour A1 et 82 cm/j pour A2+3. *Geomys bursarius* peut creuser jusqu'à 12.8 m de galeries par jour (ANDERSEN, 1987).

Rappelons que nous ne tenons pas compte des galeries qui ont été rebouchées au cours du temps. En réalité, la longueur des galeries creusées dépasse les valeurs ci-dessus, qui ne sont que des approximations par défaut.

Le nombre de taupinières corrèle fortement avec la longueur totale du terrier (r=0.99 pour A1 et r=0.98 pour A2+3). Le nombre moyen de taupinières nouvelles par accroissement de longueur d'un mètre est de 4.4 pour A1 et 6.2 pour A2+3. Cette différence est statistiquement significative.

La terre évacuée sous forme de taupinières a été comparée au volume du terrier excavé. Nous avons assimilé le terrier à un cylindre de 5 cm de diamètre. Pour l'expérience A1, ce volume est de 88 dm^3, alors que la terre rejetée représente 290 dm^3; les valeurs correspondantes pour la seconde expérience sont 16 dm^3 et 30 dm^3, respectivement. Il faut tenir compte du fait que pour le volume du terrier, la terre est compacte. Dans la première expérience, la terre évacuée correspond à 3.3 fois le volume du terrier, dans la seconde à seulement 1.9 environ. On ne peut pas expliquer cette différence par des taux de compacité différents, vu que les deux expériences ont été effectuées à proximité l'une de l'autre, sur le même terrain. Il est possible que dans le second cas, davantage de terre résultant du creusage des galeries ait été utilisée pour en reboucher d'autres, ce qui pourrait aussi expliquer la différence de longueur de galerie creusée par heure, indiquée ci-dessus. ANDERSEN (1987) signale que chez *Geomys bursarius*, 41-87% de la terre est évacuée en surface, le reste étant utilisé pour reboucher d'anciennes galeries.

c) **corrélations entre variables**

Les corrélations (r de Pearson) entre les différentes variables de l'expérience A1 sont représentées sous forme de dendrogramme à la Figure 3. Les nombres de valeurs distinctes sont indiquées pour chaque variable. Lors de la comparaison de 2 variables, c'est toujours le plus petit des nombres qui correspond au nombre de couples sur lesquels la corrélation a été calculée. Nous avons utilisé le programme BMDP1M (cluster analysis), option «liens moyens», pour effectuer les regroupements. Comme les corrélations n'ont pas été

calculées sur un nombre identique de couples, c'est la moyenne harmonique (H=68) qui a été utilisée.

On reconnaît aisément 6 groupes dans la Figure 3, qui sont d'ailleurs confirmés par une analyse en composantes principales effectuée sur la matrice de corrélation. Certaines

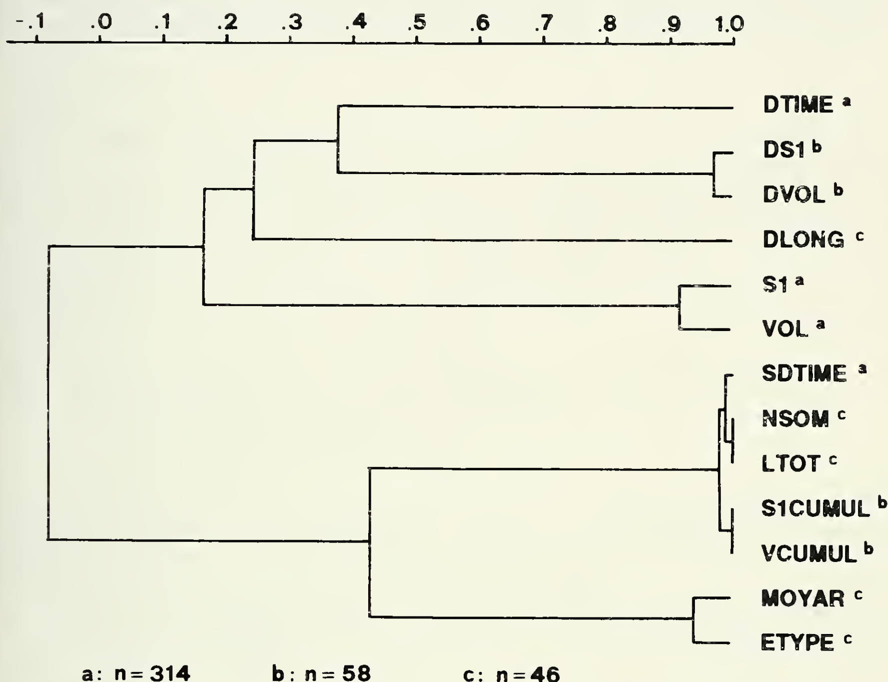


FIG. 3.

Dendrogramme représentant les corrélations entre les variables principales du terrier de l'expérience A1.

variables ont dû être éliminées préalablement, vu leur trop forte corrélation avec d'autres, ce qui rendait la matrice de variance-covariance singulière. En tout, 46 observations ayant des valeurs acceptables pour les 13 variables retenues ont pu être utilisées. Le premier groupe réunit toutes les variables cumulées, qui corrèlent très fortement entre elles; le deuxième groupe est formé des variables de surface et volume, et le troisième des différences de surface et volume. La moyenne et l'écart-type de la longueur des arêtes corrèlent fortement et forment également un groupe. DTIME et DLONG sont isolés et ne présentent pas de corrélations élevées avec les autres variables. Ce qui est plus surprenant, ce sont les corrélations relativement faibles, quoique statistiquement significatives de DS1, DS2 avec DTIME ($r=0.41$, $p<1\%$) et DLONG ($r=0.32$, $p<5\%$), DVOL avec DTIME ($r=0.30$, $p<5\%$). Un calcul du coefficient de corrélation de Spearman, justifié vu que les variables ne sont pas distribuées normalement, conduit même à des valeurs non significatives. Ceci est le signe d'une grande variabilité en ce qui concerne les accroissements de longueur, de surface et de volume en fonction du temps, point que nous avons déjà évoqué plus haut.

Les résultats pour l'expérience A2+3 sont très semblables et nous renonçons à les présenter en détail.

d) **taupinières modifiées**

La Figure 4 montre l'évolution des taupinières en fonction du temps pour les 13 premiers jours de l'expérience A1. On constate que plusieurs d'entre elles sont modifiées

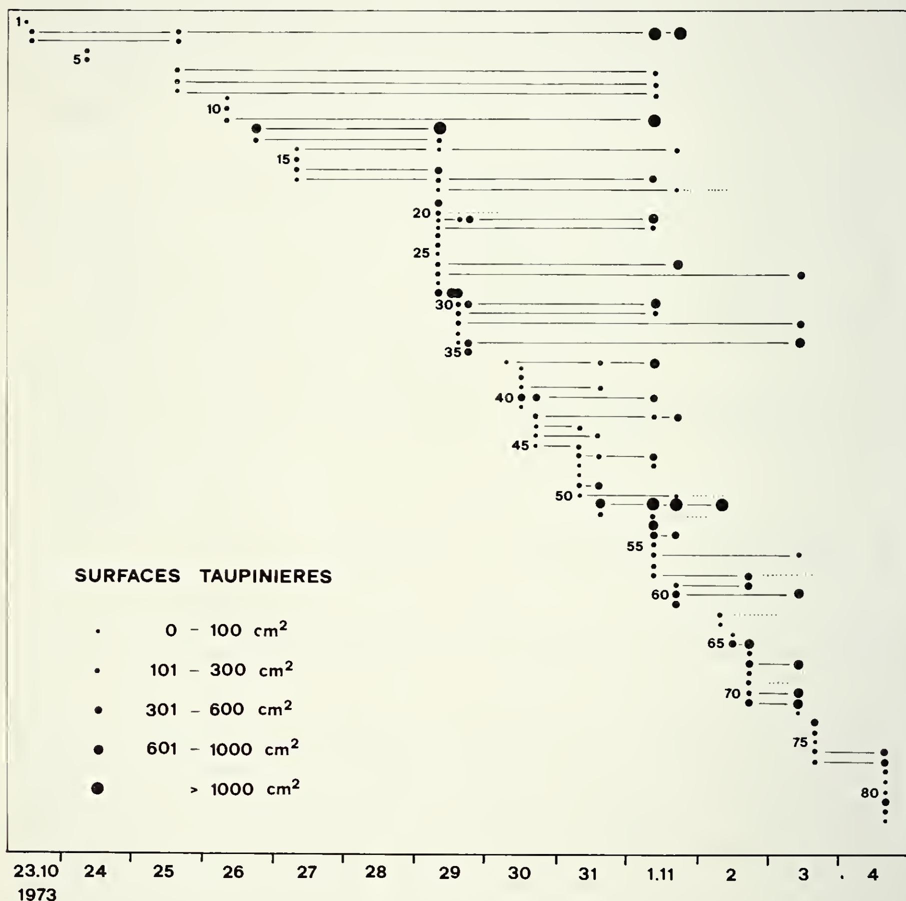


FIG. 4.

Evolution des taupinières du terrier de l'expérience A1 du 23.10 au 4.11.1973. Les nombres à côté des taupinières correspondent à leur numérotation. Les .... indiquent que la taupinière a encore été modifiée ultérieurement.

dans le sens d'un agrandissement à plusieurs reprises, ce qui signifie que les campagnols réutilisent certaines galeries d'évacuation. Le Tableau 4 résume les observations au sujet des modifications des taupinières. On note une différence importante entre les deux expériences; même si la seconde a duré moins longtemps que la première, le nombre de modifications est modeste. En effet, pour la première expérience, après 10 jours, temps qu'a duré la seconde, nous avions déjà plus de 55% de taupinières modifiées. Il est difficile d'interpréter cette différence.

Tableau 4

	modifications				N taupi. modif.	N total taupi.	% taupi. modif.	Ntot modi-fica.	% modi-fica.
	0	1	2	3					
A1	107 28	64 21	19 11	6 3	89 35	196 63	45.4 55.6	120 52	61.2 82.5
A2+A3	37	6	-	-	6	43	14.0	6	14.0

Indications au sujet des taupinières modifiées des expériences A1 et A2+3. La 2e ligne de A1 correspond à la situation après 10 jours, temps qu'a duré l'expérience A2+3.

Les intervalles de temps entre la création d'une taupinière et sa modification ultérieure ou entre deux modifications correspond à une distribution exponentielle décroissante. Près de la moitié des changements se font dans un intervalle d'environ 24 heures, mais l'intervalle le plus long a été de plus de 15 jours.

Nous avons émis l'hypothèse que le volume ajouté à une taupinière existante lors de sa modification était corrélé au volume de celle-ci. La corrélation est faiblement positive ($r=0.21$, $p<5\%$) et la variabilité très grande.

B. Terrariums

a) **généralités**

La Figure 5 montre l'évolution de 2 terriers en terrarium (expériences B1 et B4). Les différences sont importantes, mais découlent des conditions dans lesquelles elles ont été réalisées. Le premier plan de terrier (Fig. 5, en haut à gauche) est le résultat de l'activité de fouissement d'un couple après 15 jours, alors que pour l'expérience B4, le premier plan (Fig. 5 en haut à droite) correspond à l'activité de fouissement d'un seul individu après seulement 4.5 heures. La Figure 5 donne cependant un bon aperçu de la dynamique d'un réseau de galeries dans des conditions très différentes.

b) **moyennes, médianes, étendues et écart-types**

Les Tableaux 5a et 5b résument les paramètres ci-dessus pour les variables retenues. En général, ces dernières sont distribuées normalement, du moins les différences ne sont pas statistiquement significatives. Un premier examen des Tableaux 5a et 5b montre que

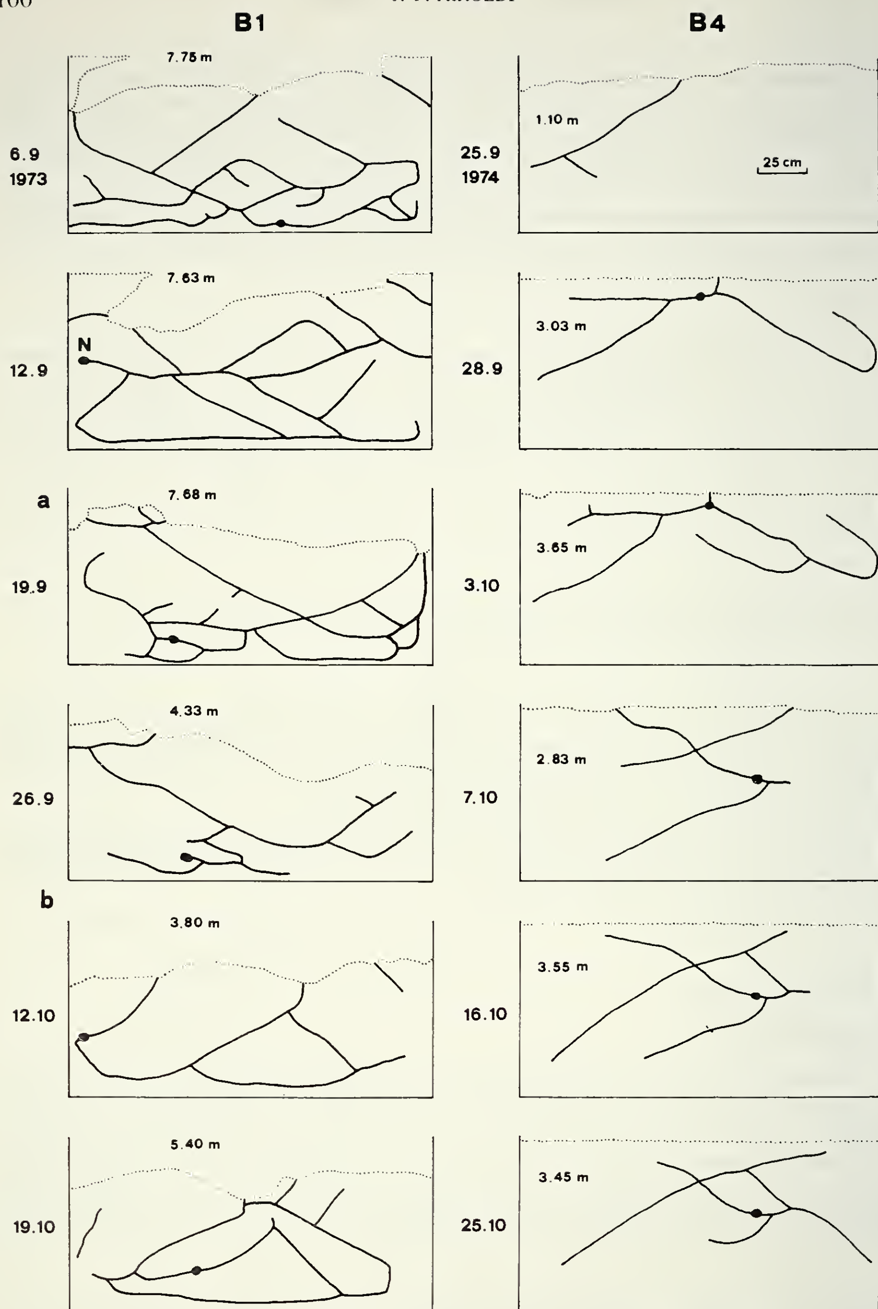


FIG. 5.

Evolution au cours du temps du terrier de 2 expériences en terrarium: B1 (couple) et B4 (individu seul). Les dates et longueurs des terriers sont indiquées. a: femelle trouvée morte; b: nouveau couple formé par l'introduction de la femelle de l'expérience B2, le 3.10.1973. N: nid.

Tableau 5a

Variables	n	$\bar{x}$	md	étendue	s
B1					
DTIME (heures)	20	81.9	73.3	0-223.5	52.0
LTOT (cm)	20	569.5	562.5	350-775	150.4
VTOT (dm^3)	20	12.0	11.8	6.8-17.7	3.1
MOYAR (cm)	20	34.9	32.3	30.3-54.3	8.2
ETYPE (cm)	20	25.9	25.0	14.7-39.2	7.3
NSOM	20	17.8	17.0	8-29	6.2
NARETES	20	17.6	16.5	7-32	7.0
NCYCLES	20	2.2	2.0	0-6	1.4
B2					
DTIME (heures)	10	64.8	56.4	0-153	42.8
LTOT (cm)	10	465.0	465.0	402.5-535.0	43.7
VTOT (dm^3)	10	10.8	10.4	8.7-13.0	1.5
MOYAR (cm)	10	30.6	29.3	22.8-38.3	5.4
ETYPE (cm)	10	22.5	21.9	15.7-33.3	5.5
NSOM	10	16.1	16.0	10-22	4.1
NARETES	10	15.7	15.5	11-21	3.4
NCYCLES	10	1.9	2.0	1-3	0.7

Moyenne ($\bar{x}$), médiane (md), étendue et écart-type (s) des variables des expériences B1 à B4; n = nombre d'observations.

les expériences B1 et B2 ont des paramètres très semblables d'une part, tout comme B3 et B4, d'autre part. Dans le premier cas, nous avions des couples, dans le second des individus isolés. L'intervalle de temps entre deux observations fut nettement supérieur pour B1 et B2. C'est la raison pour laquelle nous avons renoncé à estimer les volumes des galeries nouvellement creusées (VNOUV) ou rebouchées (VREBOUCH). En effet, au cours d'un intervalle de temps de plusieurs jours, de nombreuses modifications peuvent intervenir dans la configuration d'un terrier, particulièrement en terrarium, ainsi que l'illustre la Figure 5.

La longueur du réseau de galeries est en moyenne supérieure lorsque ce dernier est habité par un couple, bien que les longueurs maximales soient du même ordre de grandeur, sauf pour l'expérience B1. Le nombre d'arêtes est une fonction linéaire du nombre de sommets lorsqu'il n'y a pas de cycles (Airoldi, 1976; 1980), c'est pourquoi ces deux grandeurs corrèlent fortement. Leur corrélation avec la longueur du terrier est statistiquement

Tableau 5b

Variables		n	$\bar{x}$	md	étendue	s
B3						
DTIME	(heures)	20	17.2	15.8	3-62	13.6
LTOT	(cm)	20	310.9	326.3	87.5-440	107.9
VTOT	(dm^3)	20	9.1	9.7	2.4-14.0	3.4
VNOUV	(dm^3)	20	2.3	2.3	0.3-5.8	1.5
VREBOUCH	(dm^3)	20	1.5	1.4	0.0-4.7	1.3
MOYAR	(cm)	20	54.8	50.2	27.0-93.3	20.4
ETYPE	(cm)	20	55.0	59.9	9.4-96.7	27.5
NSOM		20	7.0	6.0	4-12	1.9
NARETES		20	6.0	5.0	3-11	1.9
B4						
DTIME	(heures)	89	24.9	19.5	4.5-265.0	29.7
LTOT	(cm)	89	339.4	340.0	110.0-537.0	62.7
VTOT	(dm^3)	89	9.2	9.2	3.6-15.1	1.5
VNOUV	(dm^3)	89	1.3	1.1	0.0-6.0	1.1
VREBOUCH	(dm^3)	89	1.2	1.0	0.0-4.5	1.0
MOYAR	(cm)	89	40.7	38.5	26.1-117.5	12.3
ETYPE	(cm)	89	26.7	25.0	7.1-64.5	10.7
NSOM		89	9.8	10.0	4-14	2.3
NARETES		89	8.9	9.0	2-15	2.5
NCYCLES		89	0.4	0.0	0-2	0.6

Moyenne ($\bar{x}$), médiane (md), étendue et écart-type (s) des variables des expériences B1 à B4; n = nombre d'observations.

significative (P<0.1% pour B1 et B4; P=1% pour B3 et P=5% pour B2), mais relativement faible. La corrélation est de r=0.657 (r^2=0.43) pour B4, ce qui revient à dire que moins de la moitié de la variation totale est «expliquée» par la relation entre les deux variables. Cela signifie qu'à des longueurs de terriers égales ne correspondent pas des nombres d'arêtes identiques.

Le nombre de cycles est généralement faible (maximum=6) ou même nul. La moyenne de la longueur des arêtes oscille entre environ 30 cm et 55 cm. Nous reviendrons ci-dessous sur la relation entre la moyenne et l'écart-type de la longueur des arêtes. Le

volume de terre nouvellement excavé (VNOUV) est supérieur au volume rebouché (VREBOUCH) dans l'expérience B3, mais presque égal à ce dernier dans l'expérience B4, ce qui maintient une longueur quasi constante au cours du temps. Ce fait est illustré à la Figure 6.

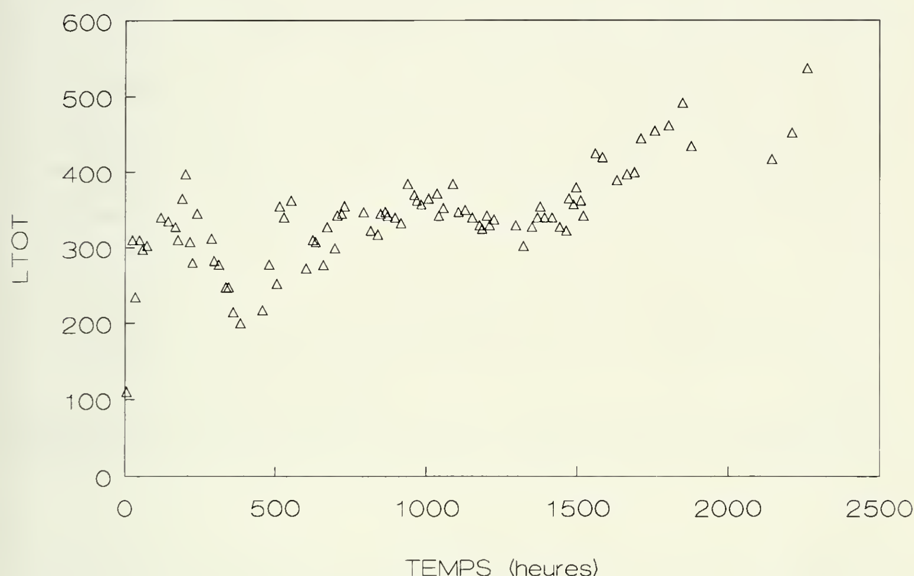


FIG. 6.

Evolution de la longueur totale du terrier de l'expérience B4 en fonction du temps. Δ = LTOT.

c) **corrélations entre variables**

Les corrélations (r de Pearson) des différentes variables de l'expérience B4 sont représentées sous forme de dendrogramme à la Figure 7. Les corrélations sont basées sur 89 observations. Les dendrogrammes pour les 3 autres expériences sont très semblables à ceux de la Figure 7. Deux grands groupes émergent, le premier renferme les variables NSOM, NARETES, LTOT, VTOT, SDTIME et dans une moindre mesure NCYCLES et DTIME, le second regroupe les variables exprimant une différence, comme DLONG, DVTOT, VNOUV et VREBOUCH qui est un peu à part. La moyenne des arêtes (MOYAR) et l'écart-type (ETYPE) correspondant se retrouvent aussi dans ce groupe, mais corrèlent plus faiblement avec les autres variables. Ce qui surprend, c'est que les paramètres exprimant une différence ne corrèlent pas plus fortement avec la longueur des intervalles de temps (DTIME). A nouveau, on doit conclure que l'accroissement de la dimension d'un terrier ne se fait pas de manière régulière, mais plutôt par à-coups.

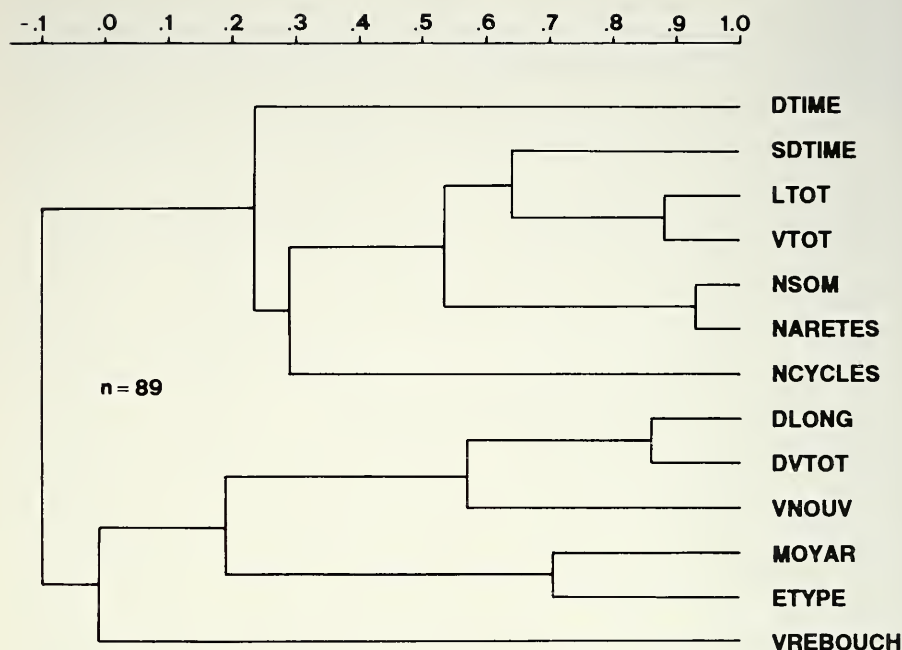


FIG. 7.

Dendrogramme représentant les corrélations entre les variables principales du terrier de l'expérience B4.

C. Relations entre la moyenne et l'écart-type de la longueur des arêtes

Nous avons observé que pour des terriers de longueurs allant de 5 à 200 m environ, provenant de biotopes différents et excavés au cours des années, la moyenne de la longueur des arêtes et l'écart-type correspondant étaient très proches. En effet, le quotient entre l'écart-type et la moyenne, ou coefficient de variation (CV), est voisin de 1.0. Nous avons calculé les moyennes des CV de l'ensemble des terriers étudiés à ce jour et testé (t de Student) si elles différaient significativement de 1.0. Les résultats sont donnés au Tableau 6. On constate que dans 2 cas seulement, la différence n'est pas significative. Il faut cependant préciser que pour A1 - A3 et B1 - B4, nous avons des estimations de CV pour les différentes étapes du développement d'un même terrier, alors que pour les terriers T1 - T48, nous n'avons qu'une valeur par terrier, celle calculée sur la base de la configuration lors de son excavation.

Pour un même terrier, le CV reste relativement constant, ce que reflète son écart-type qui est généralement assez faible. En terrarium, le CV a tendance à être inférieur à 1.0 et dans le terrain, supérieur à 1.0. Plus le milieu est confiné, moins il y aura de longues galeries, à cause des intersections inévitables avec des galeries existantes, et plus l'écart-type sera faible.

Tableau 6

	n	$\overline{CV}$	s_{CV}	t
B1 6.9 - 13.11.73	20	0.749	0.158	7.12 **
B2 6.9 - 3.10.73	10	0.731	0.096	8.86 **
B3 8 - 22.8.74	20	0.950	0.328	0.69
B4 25.9 - 28.12.74	89	0.665	0.186	17.00 **
A1 23.10 - 19.11.73	44	1.036	0.110	2.13 *
A2 + A3 7 - 24.11.74	12	1.026	0.082	1.08
T1 - T48	40	1.196	0.236	5.25 **

Coefficient de variation (CV=écart-type de la longueur des arêtes/moyenne de celles-ci), écart-type correspondant et valeur de t (test de l'hypothèse $\overline{CV}$=1.0); n = nombre d'observations. Explications complémentaires dans le texte.

4. DISCUSSION

Les 2 types d'expérience effectuées (terrain et terrarium) ont permis d'explorer les différents aspects de la dynamique du développement du terrier du campagnol terrestre et de situer les limites de notre approche. La manière de procéder utilisée peut s'appliquer à la plupart des Rongeurs fouisseurs et il serait souhaitable de disposer de données d'autres espèces, en plus des travaux de Andersen (1988, 1990) et Sparks et Andersen (1988), ceci dans une perspective d'étude comparative.

Nous pensons cependant qu'il y aurait lieu de moderniser les méthodes de relevé, par exemple par la digitalisation des plans des taupinières et des terriers, comme l'a fait Andersen (1990). Cela allégerait toute la procédure d'analyse des données et éviterait aussi bon nombre d'erreurs pouvant se glisser au cours des diverses étapes conduisant de l'observation sur le terrain à l'analyse statistique proprement dite. Il faudrait évidemment disposer d'un logiciel, qui reste à créer, rendant possible de manière aisée et confortable l'exploitation et l'analyse des données.

Du point de vue pratique, divers problèmes subsistent, liés avant tout à l'établissement des campagnols à un endroit précis. Normalement, les individus ne restent pas là où on les lâche. Travailler dans des enclos comme le fait Andersen (1988, 1990) alourdit sérieusement le dispositif d'étude et peut influencer le comportement des individus.

Les résultats obtenus en terrarium ne peuvent être transposés sans autre à une situation de terrain; ils fournissent néanmoins des indications intéressantes si on sait les interpréter avec précaution. Le fait d'avoir simultanément des résultats d'individus en captivité et dans le terrain permet de comparer les deux approches et d'en fixer les limites.

L'influence de la météorologie (température, précipitations) sur l'activité de fouissement mériterait d'être étudiée de manière approfondie. En effet, les fluctuations observées pourraient s'expliquer, en partie du moins, par une action directe ou indirecte de ces facteurs.

La comparaison de nos résultats à ceux d'autres espèces fouisseuses est difficile. Les Géomyidés (ANDERSEN, 1987, 1990), *Tachyoryctes, Heliophobius* (JARVIS ET SALE, 1971), les Spalacidés (HETH, 1989) vivent seuls dans leur terrier, ont des tailles supérieures à celle d'*Arvicola terrestris* et présentent souvent un dimorphisme sexuel. *Heterocephalus glaber* (JARVIS ET SALE, 1971) vit en colonies de plusieurs dizaines d'individus. La plupart de ces espèces habitent des milieux arides ou semi-arides. Généralement, une grande variabilité dans les différents paramètres des terriers est observée, quelles que soient les espèces considérées. Une corrélation a pu être établie entre la structure du terrier et la productivité végétale chez *Thomomys bottae* (REICHMAN *et al.*, 1982) et *Spalax ehrenbergi* (HETH, 1989). Le taux d'excavation ne semble pas être en relation avec la saison ou la biomasse végétale hypogée chez *Geomys bursarius* (ANDERSEN, 1987; SPARKS ET ANDERSEN, 1988).

Nous souhaitons que notre travail incite d'autres chercheurs à étudier le développement du terrier chez d'autres espèces fouisseuses.

RÉSUMÉ

Deux types d'expériences ont été conduites afin d'étudier la dynamique du développement du terrier de la forme fouisseuse du campagnol terrestre:

a) lâcher d'individus dans le terrain

b) étude d'animaux en terrarium vertical (dimensions 190x90x6cm)

Dans le premier cas, 2 couples ont été lâchés dans le terrain et suivis, l'un pendant 10 jours, l'autre pendant 26 jours. Un plan des taupinières fut effectué en moyenne 2 fois par jour. A la fin de chacune des expériences, le réseau de galeries fut excavé et cartographié. L'évolution du terrier fut reconstituée à l'aide du plan du réseau, en tenant compte de l'emplacement des taupinières au cours du temps. Les paramètres suivants furent évalués pour chaque relevé: longueur totale, nombre de taupinières, surface de la base et volume de celles-ci, différences de longueur du terrier, de la surface et du volume des taupinières, nombre de sommets (=intersections et culs-de-sac) et d'arêtes (=distances entre 2 sommets), moyenne et écart-type de ces dernières, ainsi que les accroissements de longueur, surface et volume en fonction du temps.

La longueur totale du terrier, la surface et le volume cumulés des taupinières, les nombres de sommets et d'arêtes corrèlent entre eux et avec le temps; les différences de surface et de volume ne corrèlent qu'entre elles; la moyenne de la longueur des arêtes et l'écart-type correspondant corrèlent fortement.

L'accroissement moyen de la longueur d'un terrier est d'environ 80 cm et 170 cm/jour, respectivement pour les 2 expériences. Les taupinières sont souvent modifiées au cours du temps, par apport de terre nouvellement creusée.

Dans le second cas, soit un individu seul (2 expériences), soit un couple (2 expériences) furent observés. Un plan du réseau de galeries fut établi en moyenne tous les 1-3 jours. Les paramètres suivants ont été évalués pour chaque relevé: longueur et volume totaux du réseau, différences de longueur et de volume entre 2 relevés, volume nouvellement creusé et/ou rebouché, nombres de sommets, d'arêtes, de cycles élémentaires, la moyenne et l'écart-type des longueurs des arêtes.

La longueur totale du terrier, le volume, les nombres de sommets et d'arêtes corrèlent entre eux et avec le temps; les différences de volume et de longueur corrèlent entre elles, mais pas avec la durée de l'intervalle entre 2 relevés; la moyenne de la longueur des arêtes

et l'écart-type correspondant corrèlent généralement. Lorsqu'il y a 2 individus dans un même terrarium, le terrier est plus long: $\bar{x}$ = 4.7 et 5.7 m contre 3.1 et 3.4 m.

Dans les 2 cas, les relations entre les différentes variables ont été analysées et interprétées.

REMERCIEMENTS

Les données de ce travail ont été récoltées lors de l'engagement de l'auteur à la Station fédérale de recherches agronomiques de Changins à Nyon (Suisse), et nous remercions Monsieur A. Meylan, Service de Zoologie des Vertébrés, de son accueil.

APPENDICE

A. **Formulation mathématique:**

$(\Sigma\pi Lx1/4)/n - \pi\bar{L}x\bar{1}/4 > 0$. Comme $\pi/4$ est une constante, on peut en faire abstraction. Le problème peut être reformulé de la manière suivante: $(\Sigma Lx1)/n - (\Sigma L)/n \times (\Sigma 1)/n > 0$. Or, cette différence, multipliée par n et divisée par n-1, est égale à la covariance entre L et l; lorsque celle-ci est nulle, c'est-à-dire que les variables ne sont pas corrélées entre elles, les 2 expressions sont égales.

B. **Formulation mathématique:**

LTOT=Somme des DLONG=ΣDLONG et SDTIME=Somme des DTIME=ΣDTIME et on a: Σ(DLONG/ DTIME)/n = ΣDLONG/ΣDTIME? ΣDLONG peut s'écrire Σ(DTIME xDLONG/ DTIME), d'où on peut poser Σ(DLONG/DTIME)/n = Σ(DTIMExDLONG/ DTIME)/ΣDTIME? ce qui peut s'écrire Σ(DTIMExDLONG/DTIME) – (Σ(DLONG/ DTIME) x ΣDTIME)/n > 0; cette expression, divisée par n-1 est égale à la covariance entre DTIME et DLONG/TIME. Si celle-ci vaut 0.0, alors les deux quotients sont identiques.

BIBLIOGRAPHIE

AIROLDI, J.-P. (1976). – Le terrier de la forme fouisseuse du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman* Shaw) (Mammalia, Rodentia). *Z. Säugetierk.* 41: 23-42.

— (1979. – Etude du rythme d'activité de la forme fouisseuse du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman* Shaw) (Mammalia, Rodentia). *Mammalia* 43: 25-52.

— (1980). – Le terrier du campagnol terrestre considéré comme un graphe. *In*: Hansen, P. et D. de Werra (Eds). Regards sur la théorie des graphes. *Actes du Colloque de Cerisy*, 12-18 juin 1980, *Presses Polytechniques romandes*, p. 145-149.

— (1981). – Nouvelles considérations sur le terrier du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman* Shaw) (Mammalia, Rodentia): résultats préliminaires. *Défense des Végétaux* 208: 155-161.

— (1991). – Le terrier de la forme fouisseuse du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris* L.): structure et fonction. *Actes du Colloque «Le Rongeur et l'Espace»*, Lyon, 1989. (Resp. M. le Berre & L. Le Guelte) *R. Chabaud, Paris*, p. 285-297.

AIROLDI, J.-P., ALTROCCHI, R., MEYLAN, A. (1976). – Le comportement fouisseur du campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* Shaw (Mammalia, Rodentia). *Revue suisse Zool.* 83 (2): 282-286.

ANDERSEN, D.C. (1987). – *Geomys bursarius* burrowing patterns: influence of season and food patch structure. *Ecology* 68 (5): 1306-1318.

— (1988). – Tunnel-construction methods and foraging path of a fossorial herbivore, *Geomys bursarius*. *J. Mamm.* 69: 565-582.

— (1990). – Search path of a fossorial herbivore, *Geomys bursarius*, foraging in structurally complex plant communities. *J. Mamm.* 71 (2): 177-187.

BERNARD, J.; BOLLAERTS, D. (1960). – La complexité du réseau de galeries du campagnol terrestre: *Arvicola terrestris* L., subsp. *Revue Agric., Bruxelles*, 13: 220-226.

BROWN, L.N.; HICKMAN, G.C. (1973). – Tunnel system structure of the southeastern pocket gopher. *Florida Sci.* 36: 97-103.

CAMERON, G.N.; SPENCER, S.R.; ESHELMAN, B.D., WILLIAMS, L.R., GREGORY, M.J. (1988). – Activity and burrow structure of Attwater's pocket gopher (*Geomys attwateri*). *J. Mamm.* 69 (4): 667-677.

HAMAR, M.; SUTEU, G.; SUTOVA, M.; TUTA, A. (1970). – Determination of the structure and use of underground galleries of *Arvicola terrestris scherman* Shaw and *Pitymys subterraneus* de S.L. by ^{60}Co labelling. *EPPO Publ., Ser. A* 58: 129-135.

HETH, G. (1989). – Burrow patterns of the mole rat *Spalax ehrenbergi* in 2 soil types (terra rossa and rendzina) in Mount Carmel, Israel. *J. Zool.* 217 (1): 39-56.

HICKMAN, G.C. (1977). – Burrow system structure of *Pappogeomys castanops* (Geomyidae) in Lubbock County, Texas. *Am. Midl. Nat.* 97: 50-58.

— (1990). – Adaptiveness of tunnel system features in subterranean mammal burrows. *In*: Nevo, E.; Reig, O.A. (Eds) Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels. Progress in clinical and biological research Vol. 335, *Wiley-Liss, New-York*, 422 pp., 185-210.

JARVIS, J.U.M.; SALE, E. (1971). – Burrowing and burrow patterns of East African mole-rats, *Tachyoryctes, Heliophobius, and Heterocephalus*. *J. Zool.* 163: 451-479.

KUCHERUK, V.V. (1983). – Burrows of mammals – their structure, topology and use. *Fauna Ecol. Rodents* 15: 5-54. (In Russian, English summary).

LOVEGROVE, B.G.; PAINTING, S. (1987). – Variations in the foraging behavior and burrow structures of the Damara mole rat *Cryptomys damarensis* in the Kahalari Gemsbok National Park. *Koedoe* 30: 149-163.

RAHM, U. (1980). – Die Afrikanische Wurzelratte. *A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt*, 60 pp.

REICHMAN, O.J.; SMITH, S.C. (1990). – Burrows and burrowing behavior by mammals. *In*: Genoways, H.H. (Ed.) Current Mammalogy Vol. 2, *Plenum Publishing Corp., New York*, 577 pp., 197-244.

REICHMAN, O.J.; WHITHAM, T.G.; RUFFNER, G.A. (1982). – Adaptive geometry of burrow spacing in two pocket gopher populations. *Ecology* 63: 687-695.

SCHAUER, J. (1987). – Remarks on the construction of burrows of *Ellobius talpinus, Myospalax aspalax* and *Ochotona daurica* and their effect on the soil. *Folia Zool.* 36 (4): 319-326.

SPARKS, D.W.; ANDERSEN, D.C. (1988). – The relationship between habitat quality and mound building by a fossorial rodent, *Geomys bursarius*. *J. Mamm.* 69 (3): 583-587.

UJ, A. (1984). – Etude de la dynamique du terrier du campagnol terrestre (Arvicola terrestris scherman (Shaw). *Travail de diplôme, Département de biologie animale, Université de Genève*, 66 pp.